Institut royal des Sciences naturelles de Belgique

BULLETIN

Tome XXXII, n° 14
Bruxelles, février 1956.

Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen

MEDEDELINGEN

Deel XXXII, nr 14
Brussel, februari 1956.

NOUVELLES RECHERCHES SUR TRIPLOSOBA PULCHELLA (BRONGNIART) (INSECTES EPHEMEROPTERES),

par Georges DEMOULIN (Bruxelles).

(Avec une planche hors texte.)

En 1893, Ch. BRONGNIART a fait connaître, du Stéphanien de Commentry, un insecte qui, actuellement encore, est l'Ephémère le plus ancien que nous connaissions : *Triplosoba* (ex-*Blanchardia*) *pulchella*. Depuis lors, aucun nouvel examen du fossile n'a été entrepris. Ce qui, d'ailleurs, n'a nullement empêché divers auteurs d'émettre des avis, souvent différents voire antagonistes, sur la position systématique et la valeur phylogénique de cet insecte. Grâce à la grande obligeance du Sous-Directeur du Laboratoire de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, M. J. ROGER que je ne puis assez remercier pour son obligeance, j'ai pu examiner d'excellentes photographies de cet Ephémère archaïque. Les résultats que j'ai pu tirer de leur étude m'ont paru différer suffisamment des données classiques pour justifier leur publication.

DONNÉES CLASSIQUES ET AUTRES.

Ch. BRONGNIART (loc. cit.) considérait *Blanchardia pulchella* comme l'ancêtre des autres Ephémères. Il le plaçait dans une famille des « *Protephemerida* » qui, avec d'autres formes appartenant en fait aux Paléodictyoptères, constituaient pour cet auteur l'ordre des Névroptères.

En 1908, A. HANDLIRSCH changea le nom générique préoccupé de l'insecte en *Triplosoba*, créa pour lui la famille des *Triplosobidae*, et le plaça dans un sous-ordre nouveau des *Protephemeroidea*, intermédiaire à son avis entre les Paléodictyoptères et les Ephémères vrais.

A. LAMEERE (1917, 1934), élargissant le cadre des Ephéméroptères, où il plaçait également les Mégasécoptères et certains Paléodictyoptères, admit un groupe des Ephéméroïdes qu'il subdivisa en Protéphéméroïdes

(avec *Triplosoba*) et Plectoptères (autres Ephémères ou Ephémères vrais). Pour lui aussi, *Triplosoba* est intermédiaire entre les Paléodictyoptères (quoiqu'il n'admette pas cette coupe systématique comme telle) et les Plectoptères.

Cependant, A. V. MARTYNOV (1938), et après lui R. JEANNEL (1949) puis D. LAURENTIAUX (1953), se sont montrés d'un avis différent. Pour ces auteurs, *Triplosoba* représente l'aboutissement d'un phylum qui n'a de commun avec les vrais Ephémères que son origine.

Pareilles divergences de vue rendaient nécessaire l'examen auquel je me livre aujourd'hui. Je rappellerai seulement qu'en 1954, et en me basant uniquement sur les données originales de Ch. BRONGNIART, j'ai émis l'avis que *Triplosoba*, sans être nécessairement l'ancêtre des actuels Ephémères, pouvait être très proche de cet ancêtre. Comme on le verra plus loin, les résultats de mon nouvel examen m'amènent à une conclusion un peu plus nuancée.

MATÉRIEL ET MÉTHODE DE TRAVAIL.

Comme indiqué ci-dessus, je me suis basé sur les très bonnes photographies de l'holotype de *Triplosoba pulchella*, obtenues du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Des agrandissements de ces clichés ont été examinés soigneusement, tant à l'œil nu que sous une forte loupe. Sans doute, dans certains cas, une photographie ne vaut pas l'empreinte elle-même; parfois au contraire, elle peut-être plus révélatrice, surtout en présentant une vue à la fois générale et fortement agrandie du fossile. Je ne prendrai pour exemple que les résultats obtenus récemment par moi (1955) dans l'étude des *Mesephemeridae* jurassiques du Musée Teyler : la nervation alaire, jusqu'alors pratiquement inconnue, a été déchiffrée sur des agrandissements photographiques, alors que les empreintes elles-mêmes ne montraient pratiquement rien.

Mes premières investigations sur *Triplosoba pulchella*, tout en révélant quelques différences dans le détail, m'ont permis de vérifier les données originales de Ch. BRONGNIART. Ces différences présentent d'ailleurs un intérêt sur lequel je reviendrai plus loin. Ces premières données ont été obtenues en calquant, à plusieurs reprises et sans comparaison immédiate, sur des feuilles de celluloïd, les points les plus apparents du fossile.

Par la même méthode, mais en laissant ici une plus grande part à l'hypothèse et à la déduction étant donné la presque imperceptibilité de certaines structures nervuraires, les autres détails susceptibles d'être encore observés ont été relevés. En prenant pour base les tracés nervuraires les plus apparents, on peut déduire les endroits de l'empreinte où les investigations doivent être particulièrement poussées.

Enfin, cette série de croquis a été condensée en un dessin définitif, d'où a été tiré le transparent qui accompagne la planche I de cette note.

C'est aussi en partant de ces données qu'a été réalisée la figure 1, qui n'est qu'un essai de restauration de l'aspect général que devait présenter *Triplosoba pulchella*.

MORPHOLOGIE EXTERNE DE *Triplosoba pulchella*.

L'holotype de *Tr. pulchella* devait avoir une envergure de 50 mm (ailes I) et 46 mm (ailes II). Le corps, sans la tête, pouvait être long de 23 mm, et les cerques (du moins les latéraux) dépassaient 19 mm. Ce que Ch. BRONGNIART semble avoir pris pour la tête me paraît bien être le prothorax, long de 2 mm, tandis que le ptérothorax atteint environ 8 mm; il reste donc 13 mm pour l'abdomen. Les pattes postérieures sont seules connues, et encore assez imparfaitement : il semble que le fémur, le tibia et le tarse devaient mesurer chacun 6 mm. Le tarse paraît bien avoir été pentamère, et pouvait avoir la formule tarsale suivante : 2 = 3, 1, 4, 5.

L'aspect du fossile (pl. I), avec ses ailes antérieures à partie postérieure incomplètement dégagée, alors que le bord antérieur des ailes métathoraciques est bien visible, me laisse présumer que l'insecte est vu par la face ventrale.

Les conclusions auxquelles je suis arrivé concernant certaines structures de *Triplosoba* sont tellement peu conformes aux idées classiques sur cet Ephémère archaïque, que j'ai quelque peu hésité au début à les publier. A la réflexion, je m'y suis cependant résolu, dans l'espoir que, telles quelles, elles pourront susciter de nouvelles discussions sur la signification de cet insecte primitif dans la systématique générale des Ephéméroptères.

Avant de passer à l'étude détaillée de la coupe et de la nervation des ailes, ainsi qu'à celle des pattes et des genitalia de *Triplosoba pulchella*, je crois utile de revoir les reconstitutions de ces organes proposées par Ch. BRONGNIART (loc. cit., p. 449, fig. 14), puis par A. HANDLIRSCH (1911, pl. VIII, fig. 12).

La restauration de l'aile postérieure présentée par Ch. BRONGNIART est pratiquement exacte. L'aile antérieure, par contre, est nettement trop étroite, et ce au détriment du champ cubito-anal. Par contre, A. HANDLIRSCH offre une aile métathoracique apparemment calquée sur celle présentée par Ch. BRONGNIART, bien qu'il lui accorde une largeur nettement exagérée par rapport à sa longueur. L'aile mésothoracique est vue par l'auteur autrichien comme nettement plus vaste que ne l'admettait le descripteur original. Elle recouvre en partie son homologue postérieure, et possède une superficie et une nervation à peu près identiques, sinon que le champ anal est moins développé.

Ch. BRONGNIART figure des pattes de longueur à peu près exacte — du moins en ce qui concerne les postérieures, seules connues —, mais elles sont pourvues de tarses seulement tétramères. Cet auteur ne montre rien des genitalia. A. HANDLIRSCH (loc. cit.) modèle certainement les pattes de son dessin sur la figure fournie par Ch. BRONGNIART. Il représente de courts gonostyles, à 7 articles égaux.

En fait, et contrairement à ce que pensaient les auteurs susdits, la nervation de l'aile antérieure ne se conforme pas d'une façon tellement

étroite à celle de l'aile postérieure, et sa coupe est encore plus large qu'on ne pouvait le supposer (fig. 1).

Classiquement, il est admis que la nervation de *Triplosoba* est essentiellement caractérisée par la non-anastomose de MA avec $R\text{-}R^{s}$, et la

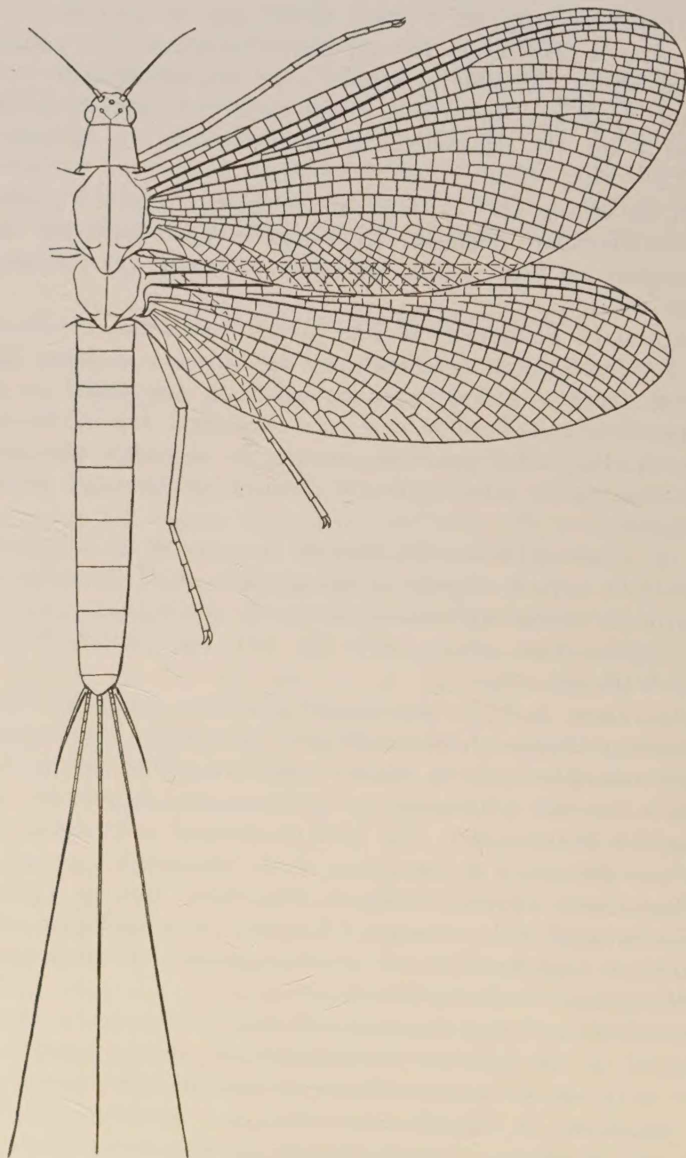


Fig. 1. — *Triplosoba pulchella* (BRONGNIART), restauration originale de l'imago ♂ holotype, d'après les données fournies par la photographie d'où a été tiré le cliché de la planche I; × 3,3 env.



G. DEMOULIN. — Nouvelles recherches sur *Triplosoba pulchella* (BRONGNIART).

simplicité de R^3, MA et CUA. Déjà en 1954, j'ai rappelé, après Ch. BRONGNIART (loc. cit.), que, au moins à l'aile I, MA présente une courte anastomose avec R-R^s. En fait, MA est, aux deux ailes, anastomosée à R^s. A l'aile postérieure, R^3 est simple, de même que MA. Quant à la prétendue simplicité de CUA, je pense qu'elle repose sur une mauvaise interprétation du champ médian postérieur. A mon avis, la MP n'est pas seulement constituée par la fourche que lui attribuent les auteurs classiques, mais aussi par les deux nervures longitudinales qui la suivent, et qui seraient IMP et MP^2; la fourche susdite serait une MP^1 bifide, avec intercalaire, comme on en trouve par exemple chez certains *Paedephemeridae* (*Chromarcys* et *Pseudoligoneuria*). Notons que mes IMP et MP^2 sont suivies chacune d'une courte marginale. Vient ensuite ce que je considère comme la vraie CUA, accompagnée de deux courtes intercalaires. CUP est simple, très faiblement sigmoïdale, suivie d'une marginale irrégulière. Enfin A^1 et A^2 sont bifides, et IA^1 simple. La coupe de l'aile postérieure est d'un type archaïque, rappelant celui des Permoplectoptères.

La simplicité de R^3 et MA à l'aile postérieure de *Triplosoba* pourrait encore, jusqu'à présent, passer pour un caractère primitif. Cette illusion disparaît immédiatement, lorsqu'on étudie l'aile antérieure. Sans doute, R^3 est encore simple, mais déjà la fourche qu'elle forme avec l'extrémité distale de R^2 contient trois intercalaires (au lieu de deux à l'aile postérieure). MA semble bien présenter une courte bifurcation distale, avec une IMA. MP^1 est bifide, avec une longue intercalaire encadrée de deux marginales, et IMP et MP^2 sont constituées comme à l'aile II, sinon qu'elles ne sont pas accompagnées de marginales. Cette légère réduction de superficie de la partie arrière du champ médian postérieur avantage le champ suivant : celui de CUA. Cette nervure est presque rectiligne, seulement incurvée légèrement vers l'arrière à l'extrémité distale. CUP et les anales, incomplètement déchiffrées, paraissent construites comme à l'aile métathoracique. Dans le large champ existant entre CUA et CUP — champ encore élargi par un début de triangularisation de l'aile —, j'ai cru voir un ensemble de nervures, obliques à leur origine et parallèles à CUA à leur extrémité distale, reliées par de nombreuses transverses, et rappelant assez bien ce qui se voit chez les actuels *Ephoron (Polymitarcyidae)*. Notons encore (comme je viens d'y faire allusion) que l'aile antérieure, malgré son bord postérieur arrondi, montre un net début de triangularisation.

Je signalerai encore avoir cru observer, à la base des ailes, un court espace précostal. Je ne puis toutefois être entièrement affirmatif sur la présence de pareille structure. Si elle existe effectivement, on pourra voir, dans la courte nervure oblique qui délimite en arrière cet espace, la première ébauche de ce qui, chez les formes ultérieures, est devenu le « costal brace » puis la nervure humérale — autrement dit, la base de la Costa.

A la face ventrale (donc, ici, supérieure) de l'apex de l'abdomen, naissent des appendices pairs, qu'à première vue on pourrait prendre pour des fragments des cerques, mais où je vois des gonostyles. Ils paraissent constitués chacun d'un court article basilaire, sur lequel s'articule une pièce allongée, conique, insegmentée. Leur longueur est d'environ 9 mm.

Position systématique et phylogénique de *Triplosoba pulchella*.

Ainsi que je l'ai rappelé plus haut, *Triplosoba* a été placé dans une famille des *Triplosobidae*, qui constitue à elle seule le sous-ordre des *Protephemeroidea*. On peut et doit se demander si pareil isolement se justifie encore, maintenant que la nervation alaire de *Triplosoba pulchella* se révèle assez différente de ce que l'on en croyait.

Il est tout d'abord un caractère sur lequel divers auteurs ont insisté, comme étant propre aux *Triplosobidae*, alors qu'il n'est nullement établi. On a prétendu que, au repos, *Triplosoba* maintenait ses ailes étalées, contrairement aux vrais Ephéméroptères. En réalité, l'examen d'un seul exemplaire ne peut suffire à asseoir pareille affirmation. J'ai moi-même pu examiner deux exemplaires du genre *Mesephemera* (Jurassique bavarois) dont l'un était fossilisé avec les ailes étalées, l'autres avec les ailes relevées. Les Ephémères actuels, qui — du moins en théorie — se posent avec les ailes relevées, peuvent être trouvés morts ou agonisants à la surface de l'eau, ailes étendues : le cas des *Ephemera* est bien connu des pêcheurs.

Par son aile antérieure déjà légèrement triangularisée, et son aile postérieure manifestant un début de réduction, *Triplosoba* est moins archaïque que les *Protereismatidae* plus récents. En outre, pratiquement rien dans la nervation de l'Ephémère de Commentry ne permet de le séparer nettement des authentiques Plectoptères. Rien, ou du moins presque rien. En effet, il reste à confirmer l'existence à la base des ailes d'un espace précostal, faute de quoi il faudrait comparer *Triplosoba* plutôt aux Archodonates ou aux *Lithoneuridae*. On sait en effet que, mis à part l'absence d'espace précostal, ces insectes carbonifero-permiens montrent une nervation alaire dont les grandes lignes rappellent celle des Ephémères vrais.

Si l'espace précostal manque effectivement chez *Triplosoba*, ce caractère négatif me semble suffisant pour maintenir le groupe des *Protephemeroidea*. Mais dans le cas contraire ?

Si, comme je l'ai dit, il n'existe pratiquement rien dans la nervation de *Triplosoba* qui le sépare absolument des Plectoptères, un essai d'intégration de cet insecte dans une des familles déjà reconnues se solde par un échec. Son aile postérieure en voie de réduction l'écarte immédiatement des Permoplectoptères. Le champ cubital antérieur de l'aile I est plutôt euplectoptérien. Cependant, si les multiples ICUA rapprochent *Triplosoba* des *Polymitarcyidae*, le tracé de sa CUA est conforme à celui des formes siphlonuridiennes, et ne rappelle en tout cas pas celui

des *Ephemeroidea*. La multiplicité des nervures longitudinales du champ médian postérieur, aux deux ailes, est également fort originale, malgré son existence — sous une forme réduite — à l'aile métathoracique chez les *Paedephemeridae*.

Quant aux gonostyles — si c'en sont bien — ils rappellent assez bien, en plus grand, les appendices ventraux du 9e segment abdominal des *Machilidae* (Aptérygotes).

Ce rapide examen confirme donc l'originalité de la morphologie externe de *Triplosoba*. Ceci justifie, à mon sens, le maintien du groupe protéphéméroïdien, à condition toutefois d'en reviser la définition. On insistera avant tout sur l'antagonisme d'évolution des deux paires d'ailes, les antérieures plutôt euplectoptériennes, triangularisées; les postérieures encore nettement permoplectoptériennes de coupe, à nervation à peine réduite (R^3, MA). On retiendra également, si elle se confirme, la structure très archaïque, machilidienne, des gonostyles.

Si l'on se place enfin sur le plan chronologique, avec les conséquences phylogéniques qu'il comporte, on doit noter que *Triplosoba* présente des caractères évolutifs (triangularisation de l'aile antérieure, début de réduction de l'aile postérieure) qui manquent chez les formes permiennes (Permoplectoptères) et n'apparaissent à nouveau qu'au cours de l'époque secondaire (*Paedephemeridae*, par exemple). Cette précocité est peut-être la raison majeure d'isoler *Triplosoba* dans une coupe systématique propre, traduisant l'appartenance de cet insecte à un phylum devenu rapidement indépendant.

On retiendra donc de cette étude que *Triplosoba pulchella* est nettement moins archaïque qu'on ne l'a cru jusqu'à présent, et qu'il présente déjà des caractères plectoptériens nets, permettant de prévoir les grandes lignes de l'évolution générale des Ephémères.

Pour terminer, je ferai remarquer que le nom « *Protephemeroidea* » choisi pour un sous-ordre est susceptible, par sa désinence en *oidea*, d'être confondu avec un nom de superfamille. Ceci est d'autant plus préjudiciable qu'une authentique superfamille doit, par souci d'homogénéité, être constituée pour les *Triplosobidae*. Je propose donc la nomenclature suivante :

Sous-ordre *Protephemeroptera* nom. nov. (= *Protephemeroidea* AUCT.).

Superfamille *Triplosoboidea* superfam. nov.

Famille *Triplosobidae* (HANDLIRSCH, 1908).

Sous-famille *Triplosobinae* subfam. nov.

Genre *Triplosoba* HANDLIRSCH (1908) (= *Blanchardia* BRONGNIART, 1893).

Espèce unique *Tr. pulchella* (BRONGNIART, 1893).

RÉSUMÉ.

Triplosoba pulchella (BRONGNIART, 1893) [Ordre *Ephemeroptera*, Sous-ordre *Protephemeroptera* nom. nov., Superfamille *Triplosoboidea* superfam. nov., Famille *Triplosobidae* (HANDLIRSCH, 1908), Sous-famille *Triplosobinae* subfam. nov.] est réétudié pour la première fois depuis sa description originale. Il est caractérisé par une nervation plus complète qu'on le croyait, une aile antérieure déjà un peu euplectoptérienne, une aile postérieure plutôt permoplectoptérienne, et des gonostyles rappelant les structures homologues du 9me sternite abdominal des Machilides. Une nouvelle restauration de cet Ephémère carbonifère est soumise à la critique.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

BRONGNIART, Ch., 1893, *Recherches pour servir à l'Histoire des Insectes fossiles des Temps primaires.* (Etudes sur le terrain houiller de Commentry. III. Faune Entomologique.)

DEMOULIN, G., 1955, *Contribution à l'étude morphologique, systématique et phylogénique des Ephéméroptères jurassiques d'Europe Centrale. I. Mesephemeridae.* (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXXI, 39.)

HANDLIRSCH, A., 1906-1908, *Die fossile Insekten, und die Phylogenie der rezenten Formen.* (Leipzig.)

— , 1911, *Ueber fossile Insekten.* (1er Congr. Intern. Entom., Bruxelles. II. Mémoires, p. 177.)

JEANNEL, R., 1949, *Les Insectes. Classification et Phylogénie. Les Insectes fossiles. Evolution et Géonémie.* (in GRASSÉ, P. P., Traité de Zoologie, IX, Paris.)

LAMEERE, A., 1917, *Etude sur l'évolution des Ephémères.* (Bull. Soc. Zool. France, XLII, p. 41.)

— , 1934, *Ephéméroptères.* (Précis de Zoologie, IV, p. 177.)

LAURENTIAUX, D., 1953, *Classe des Insectes.* (In PIVETEAU, J., Traité de Paléontologie, Paris, III, p. 397.)

MARTYNOV, A. V., 1938, *Etudes sur l'Histoire géologique et de Phylogénie des ordres des Insectes (Pterygota). I. Palaeoptera et Neoptera-Polyneoptera.* (En russe). (Trav. Inst. Pal. Acad. Sc. U. R. S. S., VII, 4.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

EXPLICATION DE LA PLANCHE.

Fig. 1. — *Triplosoba pulchella* (BRONGNIART), imago ♂ holotype, d'après une photographie originale du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris; × 2,8. Sur transparent, les traits de la morphologie externe qui ont pu être déchiffrés, et qui ont servi de base pour la confection de la restauration présentée dans la fig. 1 dans le texte.

AD. GOEMAERE, Imprimeur du Roi, 21, rue de la Limite, Bruxelles